云 南 植 物 研 究 2002，24（1）：17～22
Acta Botanica Yunnanica

福建永定桫椤群落内主要灌木种群的种间联结性研究*

张思玉，郑世群
（福建农林大学林学院，福建 南平 353001）

摘要：采用 X^2 检验、联结系数（AC）和种间共同出现百分率（PC）等指标，分析了福建省永定桫椤群落内主要灌木树种的种间联结性。结果表明：除少数种对外，绝大多数种群间的联结性不显著；在联结性显著的种对中，下述 4 个种对之间有较高的正联结性：赤楠—杜茎山、蔷薇属一种—细齿叶柃、沿海紫金牛—杜茎山、青冈—冬青。表明这 4 个种对间的生态习性和对环境的需求较一致。

关键词：桫椤群落；灌木种群；种间联结
中图分类号：Q 948　　**文献标识码**：A　　**文章编号**：0253－2700(2002)01－0017－06

Study on Interspecific Association of Main Shrub Populations in *Alsophila spinulosa* Community in Yongding County，Fujian

ZHANG Si－Yu，ZHENG Shi－Qun
（*Forestry College of Fujian Agroforestry University*，Nanping 353001，China）

Abstract：Using the 2 × 2 contigency table and different indices，the interspecific associations of main shrub populations in *Alsophila spinulosa* community in Yongding，Fujian were analyzed. The result of X^2 test shows that the interspecific association is not obviously correlative in most of the species-pair，except the minority species-pair. After the association coefficient（AC） and the percentage of co-ocurrence（PC） were calculated，there was closely the positive association among *Syzygium buxifolium* and *Maesa japonica*，*Rosa* sp. and *Eurya nitida*，*Ardisia japonica* and *Maesa japonica*，*Cyclobalanopsis glauca* and *Ilex chinensis*. It shows that there are similar in ecological characteristics and habitat among these four species-pairs.

Key words：*Alsophila spinulosa* community；Shrub population；Interspecific association

在森林群落中，灌木在群落空间结构特别是垂直结构中起着重要的作用：由于灌木通常处于乔木树种的林冠下或林隙内，其种类、数量、分布格局、生长特点等都会受到上层乔木树种的制约和影响；与此同时，该层也直接或间接地反映着乔木层的特点，并制约和影响着草本层、乔木种群的更新和演替层。

桫椤（*Alsophila spinulosa*）是古森林的遗迹。世界上最古老的活化石之一，现今仅存

* 基金项目：福建省教育委员会科学基金资助项目
收稿日期：2001－01－18，2001－05－09 接受发表
作者简介：张思玉（1963－）男，副教授，硕士，主要从事森林培育学的教学与研究。
E-mail：zsyu@public.npptt.fj.cn

的木本蕨类植物之一。而在远古的地质时期，蕨类植物大都为高大的树木，现今生存在地球上的蕨类植物绝大多数都变成了矮小的草本植物。任何生物群落都是一定环境下的产物，桫椤之所以成为极少数幸免于难的木本蕨类植物，并且在局部区域内形成群落，不仅受益于局部的生存环境，而且与群落的结构，特别是在群落中起着重要的灌木密切相关。而种间联结是对不同物种在空间分布上相互关联性的表达。因此，研究桫椤群落内灌木种群的种间联结性，不仅有利于了解这一特殊群落的结构，而且有利于桫椤这一世界上最古老的活化石之一的保护。

1 研究区自然概况

研究地点位于福建省永定县高陂镇笔架山，地处东经 116°47′ ~ 116°53′，北纬 24°57′ ~ 25°02′，以中低山为主，海拔多在 600 ~ 900 m，最高峰海拔 1 447 m。土壤主要为红壤和紫色土。该区属南亚热带气候，年平均气温 20.1℃，极端最高气温 39.2℃，极端最低温 -4.8℃。年平均降水量 1 600.1 mm，无霜期 300 d。

研究区的桫椤在沟谷、山坳等局部与多个种群共同构成群落。群落植物种类组成丰富，在调查的 3 200 m^2 的样地中，共有植物 186 种，其中乔木 54 种、灌木 51 种、木质藤本 24 种、草本 57 种，隶属于 75 个科 132 属。林分层次分化明显，可分为乔木上层、乔木下层、灌木层和草本层。乔木上层主要有香叶树（*Lindera communis*）、拉氏栲（*Castanopsis lammontii*）、笔罗子（*Meliosma rigida*）、青冈（*Cyclobalanopsis glauca*）等。桫椤则属于乔木下层。灌木层高度一般为 2 ~ 4 m，种类较丰富。层间植物常见的有毛蒟（*Piper puberulum*）、菝葜（*Smilax china*）、瓜馥木（*Fissistigma oldhamii*）、尾叶那藤（*Stauntonia hexaphylla*）等。草本层分布不均，常受到光斑照射的地方或林隙中，草本植物较丰富，盖度较大；而垂直层次完整，灌木和藤本植物丰富的地方，草本植物种类少，盖度也小。常见的草本植物有芭蕉（*Musa basjoo*）、翠云草（*Selaginella oldhamii*）、五节芒（*Miscanthus floridulus*）、庐山楼梯草（*Elatostema stewardii*）、石菖蒲（*Acorus gramineus*）、毛蕨（*Cyclosorus gongylodes*）、苎麻（*Boehmeria mivea*）等。

2 研究方法

2.1 研究样地与调查

在有桫椤分布的区域设置 4 块 800 m^2 的样地，在每块样地中采用相邻格子抽样法（祝宁，1994）进行调查，格子的大小为 10 m × 10 m，在每个格子的起点一侧的 2 角各设置 1 块 2 m × 2 m 的小样方，共设置 64 个小样方。在样方内分别实测所有灌木及灌木状的小乔木（不含幼树）的株数（20 cm 以上分杈者计为 1 株、20 cm 以下分杈者分别记数）。

2.2 种间联结性的度量指标

根据样地调查资料，建立 2 × 2 联列表，分别计算 a，b，c，d 值。其中，a 为 2 个种都出现的样方数；b 为种 A 出现而种 B 不出现的样方数；c 为种 A 不出现而种 B 出现的样方数；d 为 2 个种都不出现的样方数。

（1）X^2 检验　由于取样的非连续性，常用 Yates 的连续性校正公式计算 X^2 值（王伯荪等，1985；Mueller-Dombois，1986；Greig-Smith，1983；阳小成等，1994）：

$$X^2=\frac{N\left(|ad-bc|-N/2\right)^2}{(a+b)(c+d)(a+c)(b+d)}$$

式中，N 为取样总数，其他意义同前。种间联结显著性判定采用如下标准：

当 $X^2<X^2_{0.10}(1)=2.706$ 时，种间独立；当 $X^2_{0.10}(1)\leqslant X^2<X^2_{0.05}(1)=3.841$ 时，种间有一定的联结性；当 $X^2\geqslant X^2_{0.05}(1)$ 时，种间有显著的联结性。由于 X^2 本身没有负值，判定正、负联结的方法是：当 $ad>bc$ 时为正联结，反之为负联结。

（2）联结系数 AC　其计算公式如下（王伯荪等，1985；彭少麟等，1985；Hurbert，1969）：

当 $ad\geqslant bc$ 时，　$AC=(ad-bc)/[(a+b)(b+d)]$

当 $bc>ad$ 且 $d\geqslant a$ 时，　$AC=(ad-bc)/[(a+b)(a+c)]$

当 $bc>ad$ 且 $d<a$ 时，　$AC=(ad-bc)/[(b+d)(d+c)]$

（3）种间共同出现百分率 PC　其计算公式为（王伯荪等，1985；彭少麟等，1985；皮洛，1986）：

$$PC=\frac{a}{(a+b+c)}\times 100\%$$

以上各指标的计算中，群落中出现的 51 个灌木种群并没有全部参与计算，作为主要灌木种群的标准是：在 64 个格子中至少出现 3 次，即剔除了只有 1～2 个格子中出现的灌木树种（计 18 个），只保留 33 个种群作为桫椤群落的主要灌木种群。

3　结果与分析

3.1　种间联结的 X^2 检验

X^2 检验能比较准确地刻划种对间联结的显著程度（阳小成等，1994；郭志华等，1997）（图 1）。

从图 1 可以看出，除了种对 1－5、1－18、3－4、6－7、9－14、12－20、15－28、16－18、19－29、23－27、24－25 和 24－31 等 12 个种对表现出显著的正联结：种对 1－3、1－25、2－9、2－15、9－15、11－30、12－14、14－22、14－29、16－29、和 25－29 等 11 个种对表现出一定的正联结外，其余各种对间的联结显著性都很低，基本上趋于独立出现。也就是说，在 33 个主要灌木种群组成的 528 个种对中，只有以上 23 个种对在一个格子中共同出现和同时不出现的机率较预期机率大（90%～95%的可靠性），所占比例是很低的，只有 4.36%。而负联结均未达到显著性水平。

由于 X^2 检验仅得出了种间联结性显著与否的结论，并不能体现种对间联结性的大小，比如那些经 X^2 检验不显著的种对间，并不意味着它们不存在联结性，只不过是其 X^2 值没有达到显著性水平罢了。而联结系数 AC 和共同出现百分率 PC 则能体现那些由 X^2 检验证明不显著的联结性的大小（郭志华等，1997）。

3.2　联结系数 AC

由联结系数的计算公式可知，AC 的值域为［－1，1］。AC 的值越接近于 1，表明 2 个物种共同出现和共同不出现的可能性越大；相反，AC 值越接近于－1，表明 2 个物种单独出现的可能性越大。桫椤群落 33 个主要灌木种群组成的 528 个种对间的联结系数详见图 2。

可以看出，桫椤群落内主要灌木种群间的种间联结大多数为负联结（但 X^2 值没有达到显著性水平），仅 $AC<-0.7$ 的种对就有 233 对，占 44.1%；而 $AC\geqslant 0.7$ 的种对只有 4 对，分别是：1—18、9—14、16—18 和 24—25；$-0.7\leqslant AC<-0.4$ 的种对有 13 对；－0.4

≤AC< -0.2 的种对有 12 对；-0.2≤AC<0.2 的种对有 190 对；0.2≤AC<0.4 的种对有 57 对；0.4≤AC<0.7 的种对有 19 对。

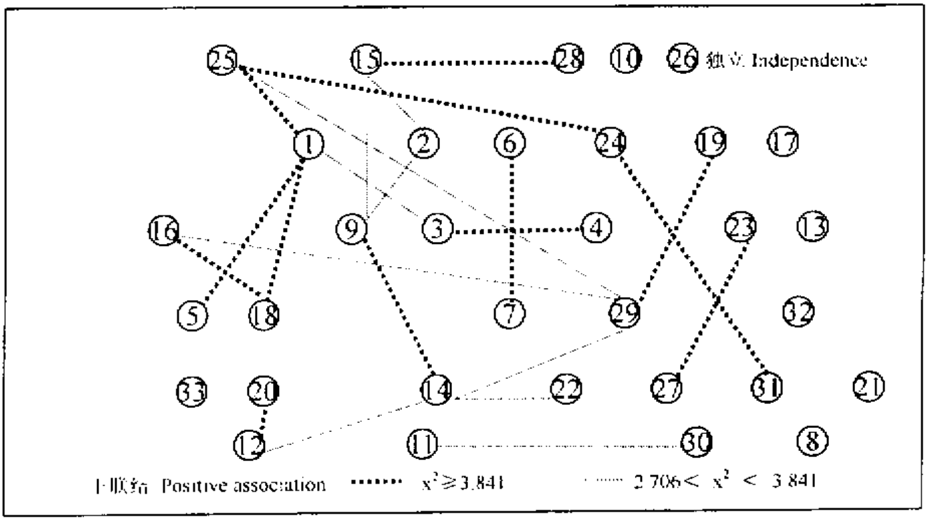

图 1 桫椤群落主要灌木种群种间联结星座图

Fig.1 The constellation diagrams showing interspecific association of main shrub populations in *Alsophila spinulosa* community

1. 赤楠 *Syzygium buxifolium* 2. 楤木 *Aralia chinensis* 3. 粗叶榕 *Ficus simplicissima* 4. 广东润楠 *Machilus kwangtumgensis* 5. 狗骨柴 *Tricalysia dubia* 6. 黑面神 *Breinia fruticosa* 7. 罗伞树 *Ardisia quinquegona* 8. 枇杷叶紫珠 *Callicarpa kochiana* 9. 蔷薇属一种 *Rosa* sp 10. 柳叶山茶 *Camellia salicifolia* 11. 金花忍冬 *Lonicera chrysantha* 12. 山矾 *Symplocos sumuntia* 13. 三花冬青 *Ilex triflora* 14. 细齿叶玲 *Eurya nitida* 15. 掌叶悬钩子 *Rubus chingii* 16. 沿海紫金牛 *Ardisia japonica* 17. 玉叶金花 *Mussaenda pubescens* 18. 杜茎山 *Maesa japonica* 19. 硬壳桂 *Cryptocarya chingii* 20. 矩圆叶老鼠刺 *Itea chinensis* 21. 苎麻 *Boehmeria mivea* 22. 草珊瑚 *Sarcandra glabra* 23. 毛冬青 *Ilex pubescens* 24. 青冈 *Cyclobalanopsis glauca* 25. 冬青 *Ilex chinensis* 26. 翻白叶树 *Pterospermum heterophyllum* 27. 枫香 *Liquidambar formosana* 28. 黑壳楠 *Lindera megaphylla* 29. 虎皮楠 *Daphniphyllum glaucescens* 30. 拉氏栲 *Castanopsis lammontii* 31. 台湾榕 *Ficus formosana* 32. 鸭公树 *Neolitsea chuii* 33. 朱砂根 *Ardisia crenata*

3.3 共同出现的百分率 PC

PC 值是用来测定物种间正联结程度强弱的指标，其值域为［0，100%］，PC 值越接近于 100%，表明 2 物种间的正联结程度越高，2 物种共同出现和不出现的可能性越大，2 物种的生态习性和对环境的需求越一致。桫椤群落主要灌木种群组成的 528 个种对间的 PC 值详见图 3。

图 3 中，PC<20%的种对为 442 对，所占比例高达 83.7%；20%≤PC<40%的种对为 75 对，占 14.2%；40%≤PC<70%的种对为 11 对，仅占 2.1%；而 PC≤70%的种对则没有。由此可见桫椤群落中主要灌木种群种间的连接性是非常弱。

4 小结

结果与分析已表明，X^2 检验只是对种间联结性给出了一个概括性的结论，AC 值和 PC 值虽能反映种间联结性的相对强弱，但就 AC 值而言，由于计算公式中分子为（ad-bc），当所研究群落中物种数目较多，而调查格子面积较小仅能体现较少的物种数（人为地减小了

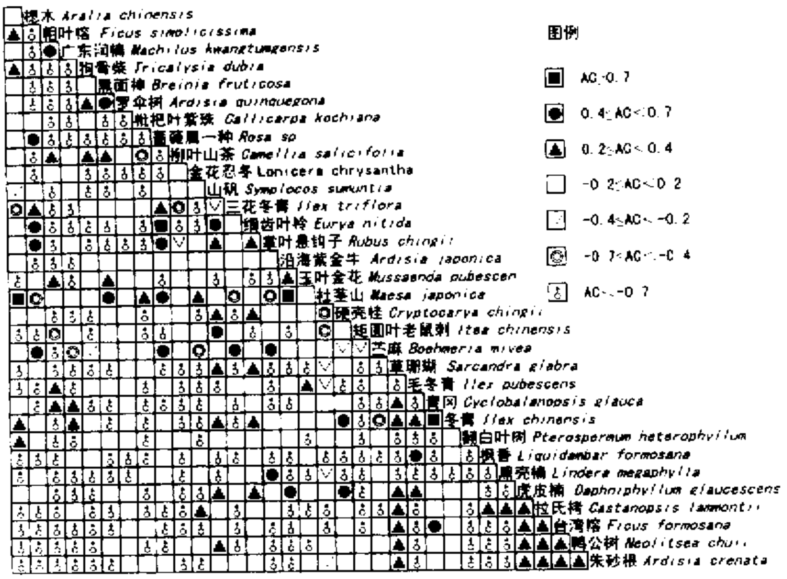

图 2　桫椤群落主要灌木种群间联结系数的半矩阵图

Fig 2　The semi-matrix diagram about interspecific association coefficients of main shrub population in *ALsophila spinulosa* community

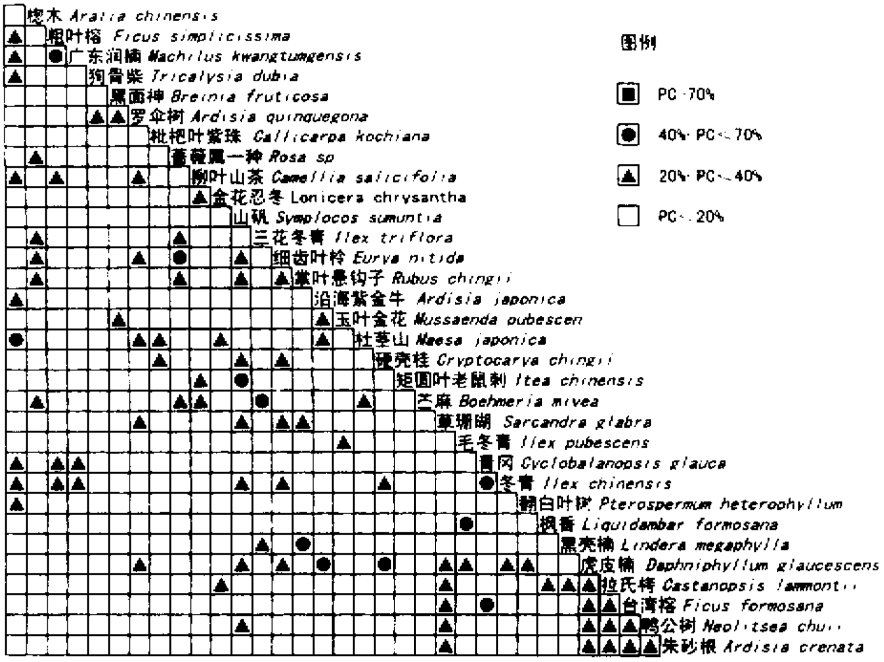

图 3　桫椤群落主要灌木种群种间共同出现百分率的半矩阵图

Fig 3　The semi-matrix diagram about the percentages of co-ocurrence of main shrub population in *Alsophila spinulosa* community

b 值或 c 值）时，它一方面夸大了负联结性，另一方面则由于高 d 值（2 个物种在调查格

子中均不出现）导致AC值正值偏高。PC值由于忽视了d值的作用，无形中夸大了a、b、c值在联结性测定中的作用（参见PC的计算公式）。因此，将X^2检验、AC值和PC值3个指标结合起来使用，可能效果更好。

永定桫椤群落内33个主要乔木种群构成的528个种对，经X^2检验、AC值和PC值的比较分析可知，绝大多数种群（种对）间的联结性不显著。经X^2检验种间联结关系显著、AC值和PC值相对较高的种对是：赤楠—杜茎山、蔷薇属一种—细齿叶柃、沿海紫金牛—杜茎山、青冈—冬青等4个种对。表明这4个种对间的生态习性和对环境的需求较一致。

福建永定地处南亚热带，桫椤仅在沟谷、山坳等局部静风地段与多个种群共同构成群落，其四周是该地的代表性植被：亚热带常绿阔叶林。以往的研究中，亚热带常绿阔叶林种间联结性的研究对象以乔木种群居多，而研究群落内灌木种间联结性的文献较少。从研究的结果看，亚热带常绿阔叶林乔木种群，特别是优势种群表现出较强的正联结性（王伯荪等，1985；郭志华等，1997）。物种间的联结性与其生态位重叠是密切相关的（彭少麟等，1990），正联结性越强，其生态位重叠就越大，种间的负联结性越强，其生态位重叠就越小，本文的研究结果表明，桫椤群落内灌木的种间正联结性，与该区域的典型森林群落优势种群间的正联结性相比则较弱。这也从一个侧面证实了灌木具有较强的对生态环境的适应性。

〔参 考 文 献〕

皮洛E C著，（石绍业，陈华豪等译），1986. 生态学数据的解释［M］. 哈尔滨：东北林业大学出版社，62—64

阳小成，石培礼，钟章成，1994. 绵阳官司河流域防护林优势种群的种间联结性研究 . 见：祝宁，植物种群生态学研究现状与进展［M］. 哈尔滨：黑龙江科学技术出版社，154—160

祝宁，1994. 植物种群生态学研究现状与进展［M］. 哈尔滨：黑龙江科学技术出版社，136—182

Guo ZH（郭志华），Zhuo ZD（卓正大），Chen J（陈洁），Wu MF（吴梅风），1997. Interspecific association of trees in mixed evergreen and deciduous broadleaved forest in Lushan mountain. *Acta Phytoecologica Sinica*（植物生态学报），**21**（5）：424—432

Greig-Smith P，1983. Quantitative Plant Ecology［M］. Blackwell Science Publication，135—162

Hurbert H，1969. A Coefficient of Interspecific Association［J］. *Ecology*，**50**：1—9

Mueller-Dombois D，Ellenberg H（鲍显诚等译），1986. 植被生态学的目的和方法［M］. 北京：科学出版社，254—260

Peng SL（彭少麟），Wang BS（王伯荪），1990. The measuring technique of interspecific association of the lower subtropical evergreen-broadleaf forest. Ⅱ. The sample technique［J］. *Tropical and Subtropical Forest Ecosystem*（热带亚热带森林生态系统研究），（3）：167—173

Wang BS（王伯荪），Peng SL（彭少麟），1985. Studies on the measuring techniques of interspecific association of the lower subtropical evergreen-broadleaf forest. I. The exploration and the revision of themeasuring formulas of interspecific association［J］. *Acta Phytoecologica et Geobotanica Sinica*（植物生态学与地植物学丛刊），**9**：274—285